

VU Research Portal

Size-dependent predation risk for young bivalves

Andresen, H.

2013

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Andresen, H. (2013). *Size-dependent predation risk for young bivalves*. [PhD-Thesis – Research external, graduation internal, Vrije Universiteit Amsterdam]. Ipskamp Drukkers.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Samenvatting

Tweekleppige schelpdieren spelen ecologisch een belangrijke rol in getijdegebieden. Zij vormen ongeveer de helft van de biomassa van alle in en op de bodem levende dieren in de Waddenzee en zijn onder andere belangrijk voedsel voor trekvogels. De populatiesterkte van de verschillende schelpdiersoorten schommelt meestal sterk van jaar tot jaar. Analyses van langetermijnobservaties hebben aangetoond, dat het aantal jonge schelpjes dat tot augustus overleefd heeft, ook rekrutering genoemd, beslissend is voor de jaarklassterkte in de toekomst. Daarna heeft verdere sterfte geen belangrijke invloed meer op het totaalplaatje. Bijzonder opmerkelijk is dat het aantal vruchtbare schelpdieren nauwelijks invloed heeft op het aantal overlevende nakomelingen. Ergens na de bevruchting in het voorjaar, tussen de planktonische larvenfase en het einde van de eerste zomer in de wadbodem, moet een hoge en wisselvallige sterfte plaatsvinden. Jaren met extreem goede rekrutering hebben een hint gegeven wat de sterfte zou kunnen bepalen. In zomers na bijzonder koude winters kwamen de predatoren – Noordzeegarnalen (*Crangon crangon*) en strandkrabben (*Carcinus maenas*) die de millimeterkleine schelpjes als prooi eten – later en in geringere aantallen aan op het wad. De jonge schelpdieren hadden een groeivoorsprong en waren snel te groot om door de krabben en garnalen gegeten te worden.

In dit proefschrift “Grootteafhankelijk predatierisico voor jonge schelpdieren” heb ik de rol van lichaamsgrootte in deze predator-prooi relatie verder onderzocht. Kan grootteafhankelijke predatie werkelijk een van de hoofdoorzaken zijn van de sterfte van schelpdieren in de vroege fase van het bodemleven? Welke invloed heeft het verschil in wintertemperatuur tussen gebieden? Hoe snel groeien de schelpen eigenlijk wanneer ze zo klein zijn en hoe groot precies is de invloed van de grootte van de schelpen op de consumptie door de garnalen?

Als eerste beschrijf ik in **hoofdstuk 2** de resultaten van een simulatiestudie. Wadecoloog Rob Dekker heeft meerdere jaren bij het Waddeneiland Texel de grootteontwikkeling van jonge schelpdieren gedurende de zomer gevolgd en tegelijkertijd ook de groottes van de aanwezige kreeftachtigen geobserveerd. Met de data van het nonnetje (*Macoma balthica*) en de Noordzeegarnaal hebben wij geprobeerd de geobserveerde verandering in de grootteverdeling van het ene tijdstip naar het volgende na te bootsen. Dit onder de aanname dat Noordzeegarnalen jonge, groeiende schelpjes grootteafhankelijk eten. Het model werd met verschillende groottepreferenties door de garnalen en verschillende groeisnelheden bij de schelpdieren doorgerekend. In de helft van de 14 onderzochte periodes was het

inderdaad mogelijk grootteverdelingen te simuleren die niet significant van de op het wad verzamelde schelpen verschilden. In de meeste gevallen waren ook de veronderstelde groottepreferenties en groeisnelheden realistisch. Dat is indrukwekkend, als je je realiseert dat we er van uitgingen dat de afname in de schelpenaantallen alleen door predatie door garnalen veroorzaakt werd. Als je daarentegen aanneemt dat de verliezen bij de schelpdieren puur toevallig en grootteonafhankelijk zijn, dan komt de alleen met schelpengroei gesimuleerde grootteverdeling nooit met de daadwerkelijke geobserveerde overeen.

In de simulatiestudie werden de groeisnelheden indirect geschat. Het was plausibel, dat de schelpdiersterfte voor een aanzienlijk deel door garnalen veroorzaakt werd. In **hoofdstuk 3** berichten wij van een uitgebreid veldexperiment, waarbij we individuele groei van schelpen en grootteafhankelijk verlies daadwerkelijk gemeten hebben. Met de fluorescerende kleurstof calceïne werden de schelpjes in het veld in de wadbodem gekleurd en tien dagen later bemonsterd. Met een speciale microscoop met UV-lamp werd gemeten hoeveel nieuw schelpmateriaal er sinds de opname van de kleurstof bijgekomen was. Op die manier werd voor de eerste keer de individuele groei van nonnetjes en kokkels (*Cerastoderma edule*) in deze fragiele levensfase bepaald. Tot nu toe werd groei berekend uit de verandering in de gemiddelde lengte over de tijd. Nu werd vastgesteld, dat er een sterke individuele variatie is. Om te onderzoeken of de schelpdieren afhankelijk van hun grootte gegeten worden, werd het kleuren met de experimentele uitsluiting van predatoren gecombineerd. Een deel van de schelpen werd met kleine kooien, die met een gaas van 1 mm maaswijde bespannen waren, tegen garnalen en andere op de bodem levende rovers beschermd. Door middel van de kleur konden wij herkennen welke schelpen er al vanaf het begin van het experiment aanwezig waren en welke er pas later bijgekomen waren. Ook konden wij controleren of de bescherming door de kooi mogelijk de groei beïnvloedde. De studie werd in twee gebieden uitgevoerd: bij Texel in de westelijke Nederlandse Waddenzee en bij het eiland Sylt helemaal in het noorden van de Duitse Waddenzee. In beide gebieden overleefden er in de eerste van twee rondes van het experiment minder schelpdieren uit het onderste einde van het groottespectrum in onbeschermd monsterplekken.

In **hoofdstuk 4** hebben wij de aankomsttijden van schelpdieren en kreeftachtigen en de grootteverhoudingen van predator en prooi in de twee bovengenoemde onderzoeksgebieden vergeleken. De schelpjes vestigden zich in het jaar van het veldexperiment ongeveer tegelijkertijd bij Sylt en Texel, terwijl de jonge Noordzeegarnalen bij Sylt pas later aankwamen. Doordat de schelpen bij Sylt langzamer groeiden terwijl de garnalen gemiddeld kleiner waren dan bij Texel, leken de grootteverhoudingen van predator en prooi bij de twee eilanden op

elkaar. In beide gebieden kon ongeveer hetzelfde aandeel van alle predator-prooi ontmoetingen fataal voor de schelpdieren zijn. Een vergelijking van Rob Dekker's data van Texel met data die in overeenkomende jaren door Matthias Strasser bij Sylt verzameld werden, laat zien dat de schelpdieren zich meestal op dezelfde tijd in de twee gebieden vestigen. Alleen de koudste winter had een vertraging bij Sylt tot gevolg. Tussen jaren verschilde bij Texel de aankomst van de kreeftachtigen sterker dan die van de schelpdieren. Daaruit resulteerden heel verschillende grootteverhoudingen. Soms konden de schelpen het gevaar snel ontgroeien, soms bleven ze in het riskante gedeelte van de bandbreedte. Een groei-voorsprong van de schelpen leidde niet altijd tot gunstige relatieve groottes. Gunstige grootterelaties bleken een voorwaarde, maar geen garantie voor een goede rekrutering te zijn.

In **hoofdstuk 5** hebben wij in aquarium-experimenten de consumptie door Noordzeegarnalen van nonnetjes onderzocht. Wij wilden weten welke invloed de schelpengrootte had op zoektijd en hanteertijd. Behalve de schelpengrootte hebben wij ook de aangeboden dichtheid gevarieerd, want bij een lage dichtheid heeft het zoeken de grootste invloed op de opnamesnelheid. Bij een hoge prooidichtheid werkt dan het proces van het eten zelf limiterend op het aantal binnen een bepaalde tijd geconsumeerde prooidieren. De garnalen waren zelfs bij de laagste dichtheden gemotiveerd en in staat effectief hun prooi te vinden. Grotere schelpen waren moeilijker te vinden, omdat zij zich dieper kunnen ingraven. Ook het eten zelf duurde langer, naarmate de schelpen groter waren. Door deze twee voordelen was het risico om gegeten te worden voor de grootste schelpen ongeveer een derde lager dan voor de kleinste schelpen. Dat is opmerkelijk, want de "grote" schelpdieren waren met 0.85 mm lengte nog geen kwart millimeter langer dan de kleinste dieren in dit experiment. De consumptie door de garnalen was schrikbarend hoog. Als zij die ook in de natuur zouden kunnen bereiken, dan zouden ze zonder moeite de hele nieuwe jaarklasse kunnen uitwissen.

In **hoofdstuk 6** hebben wij dichtheidsafhankelijkheid van de sterfte van jonge schelpdieren onderzocht. Zoals gezegd, heeft het aantal vruchtbare adulte dieren weinig invloed op het rekruteringssucces. Meer adulten produceren echter meer larven. Dat zou betekenen dat de sterfte procentueel bij hoge dichtheden nakomelingen hoger is dan bij lage dichtheden. Waardoor en wanneer precies de sterfte dichtheidsafhankelijk is, is tot nu toe niet bekend. De data van Matthias Strasser op Sylt waren geschikt om ze op dichtheidsafhankelijkheid te onderzoeken. Hiervoor hebben wij een speciale statistische analyse gebruikt die rekening houdt met meetvariatie en natuurlijke variatie. Wij hebben in drie van acht gevallen dichtheidsafhankelijke mortaliteit van nonnetjes gevonden, maar in

geen van zes gevallen voor de kokkel. Dat komt overeen met observaties dat de kokkelpopulatie sterker schommelt van jaar tot jaar. Wij hadden verwacht, een patroon te ontdekken wanneer dichtheidsafhankelijkheid optreedt en daaruit conclusies over de oorzaken te kunnen trekken. De drie periodes, waarin de schelpenafname dichtheidsafhankelijk was, hadden echter niets duidelijk gemeenschappelijks. We kunnen dus geen uitspraak doen of dichtheidsafhankelijke sterfte bijvoorbeeld te relateren is aan voedselcompetitie of foerageergedrag van de predatoren. Predatie leek eerder nog variatie toe te voegen. Toevalsvariatie bijvoorbeeld in voedselaanbod of omgevingsfactoren speelden in de onderzochte periode en gebied zeker ook een grote rol.

Elk van de verschillende methodische aanpakken – pure veldobservaties en de mathematische analyse daarvan, veldexperimenten en laboratoriumexperimenten – heeft zijn eigen voor- en nadelen. Echter, alles bij elkaar genomen ontstaat het beeld dat grootteafhankelijk verdwijnen van jonge scheldieren de regel is en dat de sterfte door predatoren een aanzienlijke omvang kan aannemen. Meestal treft het de kleinste individuen. Het is bijzonder indrukwekkend, hoe kleine veranderingen al een groot effect kunnen hebben. Het tijdstip van de voortplanting van nonnetjes is langs de Europese kust bijna hetzelfde, het is precies op de omstandigheden in de omgeving afgestemd. De schelpdieren hebben nauwelijks een kans zich aan een steeds vroeger verschijnen van de kreeftachtigen aan te passen, omdat de groeiomstandigheden daarvoor niet voldoen.

In dit proefschrift heb ik mij op de grootteafhankelijkheid van de predator-prooi relatie geconcentreerd. Om de invloed van kreeftachtigen op jonge schelpdieren nog beter te begrijpen zou de consumptie die in de natuur bereikt wordt nog verder onderzocht moeten worden. Prooikeuze in aanwezigheid van alternatief voedsel zal waarschijnlijk belangrijk zijn. Ook moet de dichtheidsafhankelijkheid van de sterfte in de vroege levensfase verder opgehelderd worden. In onze analyse van de veldobservaties waren niet voldoende aanwijzingen voor de onderliggende oorzaak. Mogelijke processen zouden experimenteel onderzocht kunnen worden. Een hoge sterfte bij hoge dichtheden betekent niet automatisch dat zich een populatie bij lage dichtheden herstellen kan. De nonnetjespopulatie is in de westelijke Nederlandse Waddenzee in de laatste jaren zo sterk afgenomen, dat het voortplantingssucces zelfs in gevaar is.